

La charge hivernale de tiques chez l'orignal est positivement associée à des étés plus chauds et à des taux de prédation plus élevés

Winter Tick Burdens for Moose Are Positively Associated With Warmer Summers and Higher Predation Rates

Sarah R. Hoy*, Leah M. Vucetich, Rolf O. Peterson and John A. Vucetich

College of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University, Houghton, MI, United States

 **frontiers**
in Ecology and Evolution

ORIGINAL RESEARCH
published: 22 November 2021
doi: 10.3389/fevo.2021.758374

Résumé

On s'attend à ce que le changement climatique modifie les interactions hôte-parasite, ce qui est préoccupant car les parasites sont impliqués dans la plupart des liens du réseau alimentaire, et les parasites ont des influences importantes sur la structure, la productivité et la stabilité des communautés et des écosystèmes. Cependant, l'impact du changement climatique sur les interactions hôte-parasite et les **effets en cascade** sur d'autres processus de l'écosystème a reçu relativement peu d'attention empirique. Nous avons évalué la dynamique hôte-parasite pour l'orignal (*Alces alces*) et les tiques d'hiver (*Dermacentor albipictus*) dans le parc national de l'Isle Royale sur une période de 19 ans. Plus précisément, nous avons surveillé les charges annuelles de tiques pour les orignaux (estimées à partir de la perte de poils) et évalué comment elles covariaient avec plusieurs aspects du climat saisonnier et des facteurs non climatiques, tels que la densité des orignaux, la prédation des hôtes par les loups (*Canis lupus*) et l'abondance des loups. **Les températures estivales expliquent la moitié de la variance interannuelle de la charge en tiques, la charge en tiques étant plus importante après des étés plus chauds, vraisemblablement parce que les températures plus chaudes accélèrent le développement des œufs de tiques et augmentent la survie des œufs.** Ce résultat est conforme à l'hypothèse générale selon laquelle des températures plus chaudes peuvent favoriser des charges parasitaires plus élevées. **Cependant, les températures estivales se réchauffent moins rapidement que les autres saisons dans la plupart des régions d'Amérique du Nord.** Par conséquent, les charges de tiques semblent être principalement associées à un aspect du climat qui présente actuellement un taux de changement plus faible. Les charges de tiques étaient également corrélées positivement avec le taux de prédation, ce qui pourrait être dû au fait que les orignaux sélectionnent leur habitat en fonction du risque (les années où le risque de prédation est élevé) de manière à augmenter le taux de rencontre avec les larves de tiques en automne. Cependant, cette corrélation positive pourrait également survenir si des charges parasitaires élevées rendent les orignaux plus vulnérables aux prédateurs ou en raison d'un autre processus dépendant de la densité (étant donné que le taux de prédation et la densité des orignaux

sont fortement corrélés). Dans l'ensemble, ces résultats fournissent des informations précieuses sur les interrelations entre le climat, les parasites, les hôtes/proies et les prédateurs.

INTRODUCTION

Les changements climatiques influencent les organismes **directement** (c'est-à-dire en influençant la physiologie et le comportement) et **indirectement** en modifiant les interactions trophiques, telles que les relations consommateurs-ressources (Ottersen et al., 2001 ; Stenseth et al., 2002 ; Walther et al., 2002). Le parasitisme est la stratégie de consommation la plus courante (Poulin et Morand, 2000 ; De Meeûs et Renaud, 2002), et les parasites jouent un rôle important dans le façonnement de la composition, de la structure, de la productivité et de la stabilité des communautés et des écosystèmes (Minchella et Scott, 1991 ; Mouritsen et Poulin, 2002*a, b*, 2005 ; Wood et Johnson, 2015). On s'inquiète de plus en plus de la façon dont le changement climatique modifiera les interactions hôte-parasite. Par exemple, de nouvelles relations hôte-parasite semblent susceptibles de se former lorsque les espèces déplacent leurs aires de répartition géographique en réponse au changement climatique et certaines espèces hôtes seront exposées à des parasites contre lesquels elles n'ont aucune immunité ou **histoire coévolutive** (Brooks et Hoberg, 2007). De plus, les épidémies de parasites ont déjà été liées à des conditions météorologiques extrêmes (Hudson et al., 2006 ; Wegner et al., 2008) et les événements météorologiques extrêmes deviennent plus fréquents et plus intenses à mesure que le climat se réchauffe (National Academies of Science [NAS], 2016). De plus, le réchauffement des températures pourrait favoriser des dates d'émergence plus précoces, un développement plus rapide, une survie accrue et des périodes d'activité prolongées pour de nombreuses espèces de parasites (Ogden et al., 2006 ; Poulin, 2006 ; Calero-Torralbo et al., 2013). Pour ces raisons, on s'attend généralement à ce que le changement climatique favorise les parasites par rapport aux hôtes, avec des effets plus graves des parasites prévus dans le futur (Patz et al., 2003 ; Pounds et al., 2006 ; Barber et al., 2016). De tels impacts du changement climatique sur les relations hôte-parasite sont susceptibles d'être substantiels et étendus car les parasites représentent une grande partie de la biodiversité mondiale (Dobson et al., 2008 ; Kuris et al., 2008) et sont impliqués dans la majorité des liens des réseaux alimentaires (Lafferty et al., 2006 ; Dunne et al., 2013).

L'un des défis de la prédiction de la façon dont le changement climatique peut modifier les interactions hôte-parasite est que le taux de changement climatique varie considérablement selon les saisons. **Par exemple, les températures se réchauffent plus rapidement en hiver qu'en été dans la plupart des régions d'Amérique du Nord** (Vose et al., 2017). De plus, on s'attend à ce que les précipitations hivernales et printanières augmentent jusqu'à 20% dans de grandes parties du Midwest des États-Unis, en raison d'épisodes de fortes pluies ou de chutes de neige plus intenses, mais aucun changement significatif des précipitations n'est prévu en été et en automne (Hayhoe et al., 2010). Ces différences saisonnières sont importantes car les relations parasite-hôte peuvent être plus sensibles aux conditions météorologiques pendant certaines saisons, en particulier pour les parasites qui vivent librement pendant une partie de leur cycle de vie (Harvell et al., 2002 ; Cizauskas et al., 2017).

L'impact du changement climatique sur les interactions hôte-parasite et leurs conséquences sur les écosystèmes ont reçu une attention empirique limitée (Mouritsen et al., 2005 ; Møller et al., 2013). En outre, peu d'études ont considéré de manière adéquate l'influence du climat en présence d'autres facteurs dynamiques, tels que les changements anthropiques dans l'utilisation des terres ou

l'exploitation des hôtes, dont certains sont fortement corrélés au changement climatique (Rohr et al., 2011). Cette lacune est vraisemblablement due à la difficulté de suivre simultanément les parasites, les hôtes, les conditions météorologiques et d'autres influences non climatiques potentiellement **confondantes** sur des périodes suffisamment longues et à de grandes échelles spatiales.

Nous évaluons ici la dynamique d'un **ectoparasite** des cervidés nord-Américains - la tique d'hiver (*Dermacentor albipictus*) - sur une période de 19 ans (2001-2019). Plus précisément, nous avons suivi les variations interannuelles de la **charge** de tiques pour une population d'orignaux (*Alces alces*) dans le parc national de l'Isle Royale, et évalué dans quelle mesure la charge de tiques covarie avec les températures et les précipitations saisonnières, la densité des orignaux (hôtes), le taux de prédation par les loups (*Canis lupus*) sur l'hôte et avec l'abondance des loups. Nous nous sommes principalement concentrés sur les conditions météorologiques d'avril à septembre, qui est la période de l'année où les tiques hivernales vivent librement (Drew et Samuel, 1987 ; Samuel, 2004). Nous nous sommes concentrés sur la densité d'orignaux et la prédation par les loups car ce sont deux des facteurs non climatiques dominants dans cette partie du réseau alimentaire (détails ci-dessous).

De plus, on croit que la densité des hôtes a une influence importante sur l'abondance des parasites et les taux de transmission (Mugabo et al., 2015 ; Stringer et Linklater, 2015 ; Wang et al., 2016). Il est également de plus en plus admis que les prédateurs peuvent influencer l'abondance des parasites (Samková et al., 2019). Par exemple, les prédateurs peuvent déclencher des changements dans le comportement ou la physiologie de l'hôte qui peuvent affecter la prévalence et l'intensité des infections parasitaires (Zukowski et al., 2020). Les prédateurs s'attaquent également de manière disproportionnée aux hôtes infectés par des parasites (Hudson et al., 1992 ; Møller et Nielsen, 2007), ce qui pourrait réduire les charges parasitaires l'année suivante. De plus, la prédation peut affecter les charges parasitaires via son effet sur la dynamique des populations d'hôtes. Les hypothèses spécifiques que nous testons sont décrites dans les Tableaux 1 et 2.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Système d'étude

Le cycle de vie des tiques d'hiver commence par la ponte des femelles près de la surface du sol en juin (Drew et Samuel, 1987 ; Samuel, 2004). Chaque femelle peut produire plusieurs milliers d'œufs qui éclosent entre août et septembre. Pour les tiques d'hiver, les températures estivales plus chaudes sont associées à un développement plus rapide des œufs en larves et à une survie accrue des œufs (Drew et Samuel, 1987). Pour d'autres espèces de tiques, les températures estivales plus chaudes pendant la période de ponte ont tendance à réduire le temps nécessaire à la femelle pour former et pondre des œufs, à réduire les échecs de ponte et à augmenter le nombre total d'œufs produits (Ogden et al., 2004 ; Lysyk, 2014). Il est plausible que ces relations avec la température s'appliquent également aux tiques d'hiver.

Après l'éclosion, les **groupes de larves** montent sur la végétation et recherchent des hôtes ongulés, généralement entre septembre et octobre. L'activité de quête prend fin lorsque les températures descendent en dessous du point de congélation pendant une période prolongée. Ainsi, des températures plus chaudes en automne peuvent prolonger la durée de la période de quête, ce qui peut augmenter la probabilité que les larves trouvent un hôte. Les larves ne peuvent pas survivre à l'hiver sans hôte.

TABLEAU 1. Hypothèses relatives à l'influence des facteurs non climatiques sur la charge en tiques des orignaux, telle qu'indiquée par l'étendue de la perte de poils (voir Figure 1)

Variable	Description	Relation attendue	Mécanisme sous-jacent
<i>Moose</i>	Densité d'orignaux (orignaux par km ² , estimée entre mi-janvier et début février - quelques mois avant l'estimation de la perte de poils)	Positive/négative	Une relation positive pourrait survenir si les densités élevées d'orignaux augmentent la probabilité que les larves en quête trouvent un hôte. Par ailleurs, le risque d'être parasité peut diminuer lorsque davantage d'hôtes sont disponibles, en raison d'un « effet de dilution des rencontres » (Mugabo et al., 2015).
<i>Moose_{lag}</i>	Densité d'orignaux, estimée l'hiver précédent	Positive	Des études antérieures ont observé que l'abondance des tiques était positivement associée à la densité des orignaux avec un décalage d'un an (Samuel, 2004, 2007). Une plus grande densité d'orignaux peut correspondre à une plus grande disponibilité d'hôtes sur lesquels les tiques peuvent se développer, ce qui entraîne une plus grande charge parasitaire l'année suivante.
<i>Prédation</i>	Taux de prédation des orignaux par les loups (estimé entre la mi-janvier et le début mars - quelques mois avant l'estimation de la perte de poils)	Positive/négative	L'augmentation du risque de prédation peut déclencher des changements dans le comportement des ongulés, tels que les déplacements et la sélection de l'habitat (Montgomery et al., 2013 ; Kohl et al., 2018) ; la sélection de l'habitat pendant l'automne peut influencer les taux de rencontre entre les hôtes et les larves de tiques en quête de nourriture (Healy et al., 2018 ; Blouin et al., 2021).
<i>Prédation_{lag}</i>	Taux de prédation sur les orignaux par les loups, estimé l'année précédente	Négative	Les prédateurs s'attaquent de manière disproportionnée aux hôtes infectés par des parasites (Hudson et al., 1992 ; Møller et Nielsen, 2007), et des taux de prédation élevés sur ces individus peuvent réduire le nombre de tiques femelles survivant pour produire des œufs au printemps suivant. De plus, la prédation par les loups a tendance à réduire le taux de croissance des populations d'orignaux (Vucetich et al., 2011), ce qui peut ensuite influencer l'abondance des tiques l'année suivante en réduisant le nombre d'hôtes disponibles.
<i>Wolf</i>	Nombre de loups dans l'IRNP (estimé entre mi-janvier et début mars - quelques mois avant l'estimation de la perte de poils)	Positive	Mêmes mécanismes que <i>prédation</i>
<i>Wolf_{lag}</i>	Nombre de loups dans l'IRNP l'année précédente	Négative	Mêmes mécanismes que <i>prédation_{lag}</i>

La densité des orignaux est un indicateur de la disponibilité des hôtes. Le taux de prédation est la proportion de la population d'orignaux tuée par les loups. Le taux de prédation et l'abondance des loups sont tous deux des indicateurs de la variation temporelle du risque de prédation pour les orignaux au niveau de la population. Cependant, les taux de croissance des populations d'orignaux sont plus étroitement associés au taux de prédation qu'aux densités de prédateurs (Vucetich et al., 2011). Notons que toutes les variables prédictives non climatiques sont fortement corrélées entre elles (Tableau supplémentaire 1)

Lorsqu'elles trouvent un hôte, les larves se nourrissent et se transforment en nymphes entre octobre et novembre. Les nymphes restent dormantes jusqu'à fin janvier, puis se nourrissent de leurs hôtes et se transforment en adultes. Les tiques adultes des deux sexes prennent leur dernier repas de sang et s'accouplent sur leur hôte entre mars et avril. Les adultes se détachent ensuite de leurs hôtes à la fin avril. Si les tiques « déposent » leurs hôtes sur la neige, elles ont peu de chances de survivre (Drew et Samuel, 1987 ; Wilton et Garner, 1993). On pense que le moment du cycle de vie de la tique d'hiver (par exemple, la quête, l'alimentation sur les hôtes, la ponte des œufs, le détachement des hôtes) est régulé par la photopériode (Wright, 1971 ; Drew et Samuel, 1985).

TABLEAU 2. Hypothèses relatives à l'influence des variables météorologiques sur les charges de tiques pour les orignaux, comme l'indique l'étendue de la perte de poils (voir Figure 1)

Variable name	Variable description	Expected relationship	Underlying mechanism
<i>Snow</i>	Average snow depth (mid-January to early March)	Negative	Winters with deep snow increase the likelihood of snow cover in late April when ticks detach from hosts, which may reduce adult tick survival (Drew and Samuel, 1987)
<i>Temp_{APR}</i>	Mean daily maximum temperatures, April	Positive	Similar to the mechanism described for <i>snow</i> , warmer April temperatures may reduce the likelihood of snow cover when ticks detach from hosts (Wilton and Garner, 1993)
<i>Spring</i>	Day of the year that daily minimum temperatures first remain above 0°C for 7 consecutive days	Negative	Similar to the mechanisms described above, a later start to spring may reduce the survival of adult female ticks once they have detached from their hosts
<i>Temp_{JUL}</i>	Mean daily maximum temperatures, July	Positive	Warmer temperatures in summer may promote faster egg development and increased egg survival (Drew and Samuel, 1987)
<i>Precipitation</i>	Total precipitation, July	Positive	Wetter summers may reduce the risk of tick eggs and larvae becoming desiccated and dying (Knülle, 1966; Yoder et al., 2015)
<i>Temp_{SEPT}</i>	Mean daily maximum temperatures, September	Positive	Warmer temperatures in September may increase the activity of questing larvae (Drew and Samuel, 1985)
<i>Autumn</i>	Day of the year that daily maximum temperatures first remain below 0°C for 7 consecutive days	Positive	A later end to autumn (hence a later start to winter) may extend the questing period for larvae and thereby increase the number of larvae finding hosts (Drew and Samuel, 1985)
<i>Winter</i>	The number of days between the start of winter and the start of spring	Negative	Shorter winters are expected to benefit ticks by either extending the duration of the autumnal questing period or by increasing the likelihood that detached female ticks will survive to produce eggs (Jones et al., 2019)

Notez que toutes les variables météorologiques se réfèrent à l'année t-1, car nous nous attendons à un décalage d'un an dans leur effet sur la perte de cheveux (par exemple, l'épaisseur de neige de l'année t-1 influencera la perte de cheveux de l'année t). Pour le contexte, les températures maximales quotidiennes moyennes sont fortement corrélées avec les températures minimales quotidiennes et les températures quotidiennes moyennes globales.

Les principaux hôtes des tiques d'hiver sont les ongulés nord-Américains, en particulier les Cervidés (Samuel, 2004). Les tiques d'hiver ont un impact plus sévère sur l'orignal que sur les autres espèces hôtes, probablement parce que l'orignal n'est arrivé en Amérique du Nord qu'il y a environ 10 000-24 000 ans et qu'il a moins d'histoire co-évolutive avec les tiques d'hiver que les autres espèces hôtes nord-Américaines (Samuel, 2004). Alors que les autres hôtes cervidés semblent être efficaces pour limiter le nombre de larves acquises par le toilettage à l'automne, les orignaux ne commencent pas à se toiletter intensivement avant le milieu de l'hiver, lorsque les nymphes terminent leur dormance (voir la Figure 6.4 de Samuel, 2004). Par conséquent, les orignaux acquièrent régulièrement des dizaines de milliers de tiques au cours d'un seul hiver (Samuel, 2007).

L'irritation causée par les piqûres de tiques oblige les orignaux à se toiletter suffisamment intensément pour endommager (et perdre) leur pelage d'hiver, ce qui augmente la demande énergétique pour la thermorégulation (Glines et Samuel, 1989 ; Samuel, 2004). La consommation de sang par les tiques entraîne souvent une anémie chronique, des déficits protéiques et des coûts énergétiques importants pour les orignaux (Glines et Samuel, 1989 ; Musante et al., 2007 ; Wünschmann et al., 2015). Ces impacts se traduisent souvent par une baisse de la fécondité et un risque élevé de mortalité, en particulier pour les faons (Musante et al., 2007 ; Samuel, 2007 ; Jones et al., 2019 ; Pekins, 2020). Les tiques hivernales sont citées comme étant une cause importante des récents déclin des populations d'orignaux dans le nord-Est des États-Unis (Ellingwood et al., 2020). Avec le réchauffement climatique, les températures plus douces de l'automne et du début de l'hiver peuvent prolonger la période de quête des larves de tiques d'hiver, et devraient donc entraîner des charges de tiques plus élevées pour les orignaux (Jones et al., 2017, 2019 ; Ellingwood et al., 2020). Cependant, il y a un manque apparent d'études à long terme évaluant comment les interactions orignaux-tiques sont influencées par le réchauffement climatique.

Le parc national de l'Isle Royale (PNIR) est un archipel du lac Supérieur, en Amérique du Nord (47° 50' N, 89° 00' W), composé d'une grande île (544 km²) et de dizaines d'îlots plus petits (dont

la plupart sont $<2 \text{ km}^2$). L'île Royale est également connue sous le nom de Minong par les communautés autochtones locales et est sous l'intendance du Grand Portage Anishinaabe et du Service des parcs nationaux des États-Unis. Le climat est tempéré, caractérisé par de courts étés (juillet-août) et de longs hivers avec une couverture neigeuse qui commence généralement à la fin octobre et dure jusqu'en avril (matériel supplémentaire 2 pour plus de détails). L'IRNP présente une diversité de mammifères inférieure à celle du continent (Peterson, 1977). L'orignal est le seul grand herbivore et le loup gris (*Canis lupus*) est son seul prédateur. On **pense** que la dynamique des populations d'originaux est fortement influencée par la prédation des loups (Vucetich et al., 2011).

Un avantage de l'étude des interactions orignal-tiques dans ce **système** est l'absence d'espèces hôtes alternatives ou d'influences humaines sur l'habitat ou la démographie de l'hôte et de ses populations de parasites ou de prédateurs. **Plus précisément, il n'y a pas d'autres espèces de cervidés sur l'île Royale pouvant servir d'hôtes alternatifs pour les tiques hivernales.** De plus, ni la population d'originaux, ni la population de loups, ni la forêt n'ont été exploitées depuis plus d'un siècle et aucun incendie de forêt majeur n'a eu lieu pendant l'étude.

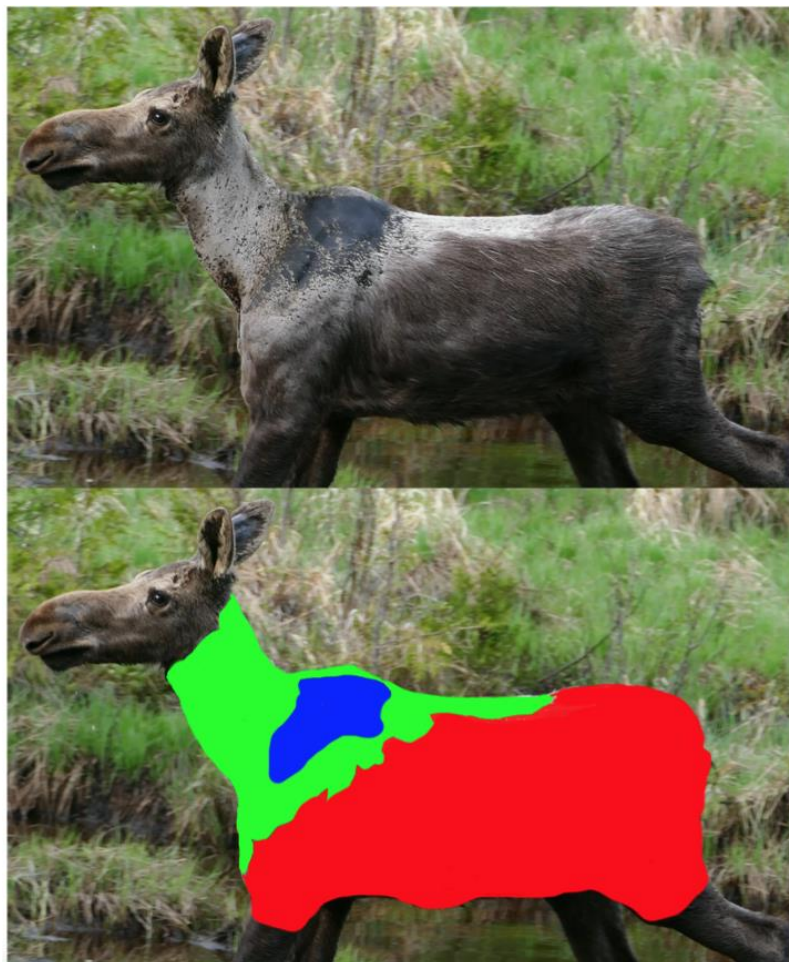


FIGURE 1. Exemple d'image de profil d'un élan utilisée pour estimer la perte de poils sur le cou et le torse de l'animal due aux tiques d'hiver. La perte de poils se produit lorsque les originaux se toilettent pour se débarrasser des tiques d'hiver et a été estimée à partir d'images d'originaux individuels. Dans l'image supérieure, les poils non endommagés sont bruns, les poils de garde endommagés sont de couleur gris clair/blanc, et les zones où les poils sont complètement absents (c'est-à-dire la peau nue) sont de couleur brun foncé ou noire (voir également la Figure supplémentaire 4). L'image du bas est identique à celle du haut, sauf que les trois catégories de poils sont indiquées par des blocs de couleur (rouge pour les poils non endommagés, vert pour les poils endommagés et bleu pour les poils manquants). Dans toutes les analyses statistiques, la variable de réponse était la transformation logit de la proportion de cheveux perdus ou endommagés. Cette proportion a été calculée comme la somme des zones verte et bleue divisée par la somme des zones rouge, verte et bleue

Estimation de la perte de poils

On a constaté que les enquêtes sur la perte de poils au printemps fournissent une bonne indication de la variation interannuelle du nombre de tiques hivernales sur les orignaux (Samuel, 2007), et le nombre de tiques est indicatif des impacts des tiques sur les orignaux (Musante et al., 2007). Par conséquent, pour évaluer la variation interannuelle de la charge en tiques, nous avons estimé la proportion du pelage hivernal des individus avec des poils perdus ou endommagés (ci-après, perte de poils) au printemps chaque année entre 2001 et 2019. Bien qu'il existe des preuves anecdotiques de l'impact des tiques hivernales sur les orignaux de cette population avant 2001, nous avons exclu ces premières observations de cette évaluation car elles n'ont pas été enregistrées de manière systématique ou cohérente.

Nous avons estimé la perte de poils à partir d'images des profils latéraux des orignaux prises entre le début mai et le début juin. Nous avons commencé à recueillir des images au début de mai parce que les tiques adultes se sont détachées de leurs hôtes à ce moment-là et parce que le toilettage des orignaux diminue considérablement après le détachement des tiques (voir la Figure 6.4 dans Samuel, 2004). Nous n'avons pas recueilli d'images après le début du mois de juin parce que la perte de poils est masquée par la croissance du pelage d'été, qui commence pendant la troisième semaine de juin. Les dates de collecte des images n'ont pas changé de manière significative d'une année sur l'autre. En raison de cette constance, nous avons supposé que les estimations de la variabilité interannuelle de la perte de poils n'étaient pas influencées par le moment de l'échantillonnage.

Pour recueillir des images de la perte de poils, les chercheurs se sont rendus dans des endroits connus pour être régulièrement utilisés par les orignaux (par exemple, des lacs intérieurs, des lécheres de minéraux). Des images d'individus ont également été recueillies de façon opportuniste pendant que les chercheurs effectuaient d'autres travaux sur le terrain et par des caméras à distance. Nous avons recueilli des images de la perte de poils de tout orignal pour lequel nous avons pu obtenir une vue claire de son profil latéral, indépendamment de l'âge, du sexe ou de la gravité de la perte de poils de l'individu. Avant 2008, certaines images ont été prises en dessinant des motifs de perte de poils sur des feuilles de données avec un profil vierge, alors qu'après 2008, toutes les images ont été prises à l'aide de caméras numériques.

Pour chaque image, nous avons calculé la proportion du torse et du cou d'un individu où son manteau d'hiver était : intact, endommagé, caché à la vue (par exemple caché par la végétation), et absent (c'est-à-dire peau nue, voir Figure 1 et Figure supplémentaire 1). Nous n'avons évalué la perte de poils que sur le torse et le cou car les jambes étaient souvent cachées par la végétation ou par l'eau. Nous avons exclu la tête car la perte de poils n'est généralement observée qu'à l'arrière des oreilles qui sont difficiles à photographier complètement. Si plus de 10% du cou ou du torse étaient cachés, nous avons exclu l'image de l'ensemble des données. La variable de réponse (perte de poils) a été estimée comme la proportion du profil où les poils étaient endommagés ou perdus, à l'exclusion des petites zones masquées.

Le risque d'inclure des échantillons répétés du même individu au cours d'une année donnée était faible parce que la plupart des orignaux se distinguent par la taille du corps (adulte ou jeune d'un an), le sexe, la taille et la forme des bois et du fanon, la taille et la distribution des marques distinctives et des blessures (Fibropapillomes, boiteries, blessures cutanées, oreilles déchirées) et le modèle de perte de poils. La probabilité d'échantillonner de façon répétée les mêmes individus au cours de plusieurs années n'est pas connue car certaines de ces caractéristiques distinctives (par

exemple, la forme des bois) changent avec le temps. Le nombre moyen d'individus échantillonnés chaque année était de 46 [fourchette : (17, 80)].

Au cours de la période d'étude de 19 ans, nous avons estimé la perte de poils pour 877 individus, dont 415 individus représentés par des profils gauche et droit et 462 individus représentés par un profil gauche ou droit (pour un total de 877 individus dans l'ensemble de données). Parmi les originaux représentés à la fois par des profils gauche et droit, la corrélation dans la perte de poils entre les côtés gauche et droit était élevée ($r = 0,91$, $p < 10^{-15}$, $df = 415$, voir également la Figure supplémentaire 2). Pour cette raison, les individus représentés par un côté fournissent une indication utile du niveau global de perte de poils de ces individus. Lorsque nous avons des images des deux profils latéraux, nous avons utilisé la perte de poils moyenne des deux côtés. La distribution des estimations de la perte de poils pour tous les originaux inclus dans l'ensemble de données est présentée dans la Figure supplémentaire 3.

Analyses statistiques...

RÉSULTATS

Classes démographiques

Les modèles à effets mixtes ont indiqué que la perte de poils ne différait pas entre les sexes (Tableau 3). Bien que certaines données suggèrent que la perte de poils varie entre les classes d'âge, la différence est faible, puisqu'elle est en moyenne de 5% inférieure chez les jeunes d'un an que chez les adultes (voir Figure supplémentaire 6). De plus, la classe d'âge explique moins de 1% de la variance de la perte de poils entre les individus. L'une des raisons pour lesquelles la classe d'âge semble être un prédicteur important (sur la base de l'AIC), mais n'explique qu'une petite partie de la variance de la perte de poils est que l'ensemble de données est composé principalement d'adultes (85% étaient des adultes), ce qui reflète la structure d'âge de la population (Hoy et al., 2020a). Rien n'indique qu'une interaction entre la classe d'âge et le sexe soit statistiquement significative (Tableau 3). Pour ces raisons, nous avons ignoré les différences de perte de poils entre les classes d'âge pour les analyses suivantes.

TABLEAU 3. Modèles à effets mixtes évaluant comment la proportion de poils du pelage d'hiver perdus ou endommagés (un indicateur de la charge en tiques, voir la Figure 1 et la Figure supplémentaire 1) pour chaque original varie entre les différentes classes d'âge (jeunes d'un an et adultes) et le sexe (mâles et femelles) pour une population du parc national d'Isle Royale sur une période de 19 ans (2001-2019)

Predictor	Estimate	SE	Marginal R^2	Δ AIC
Null	–	–	–	2.89
Sex	–0.07	0.09	0.001	4.20
Age	–0.27	0.12	0.01	0
Sex and age	–0.07, –0.26	0.09, 0.12	0.01	1.32
Sex, age, and interaction	–0.09, –0.31, 0.10	0.10, 0.15, 0.25	0.01	3.14

Year was fitted as a random effect.

Facteurs prédictifs de la perte de poils

Les meilleurs prédicteurs de la variation temporelle de la perte de poils sont $temp_{JUL}$ et la prédation, la perte de poils ayant tendance à être plus importante après des étés plus chauds et pendant les hivers où le taux de prédation est élevé (Figure 2 et Tableau 4). Plus précisément, le modèle identifié comme ayant l'AICc le plus faible dans l'analyse au niveau de la population, comprenait trois prédicteurs, la *prédation*, $temp_{JUL}$ et $wolf_{lag}$, et expliquait 79% de la variance de la perte de poils.

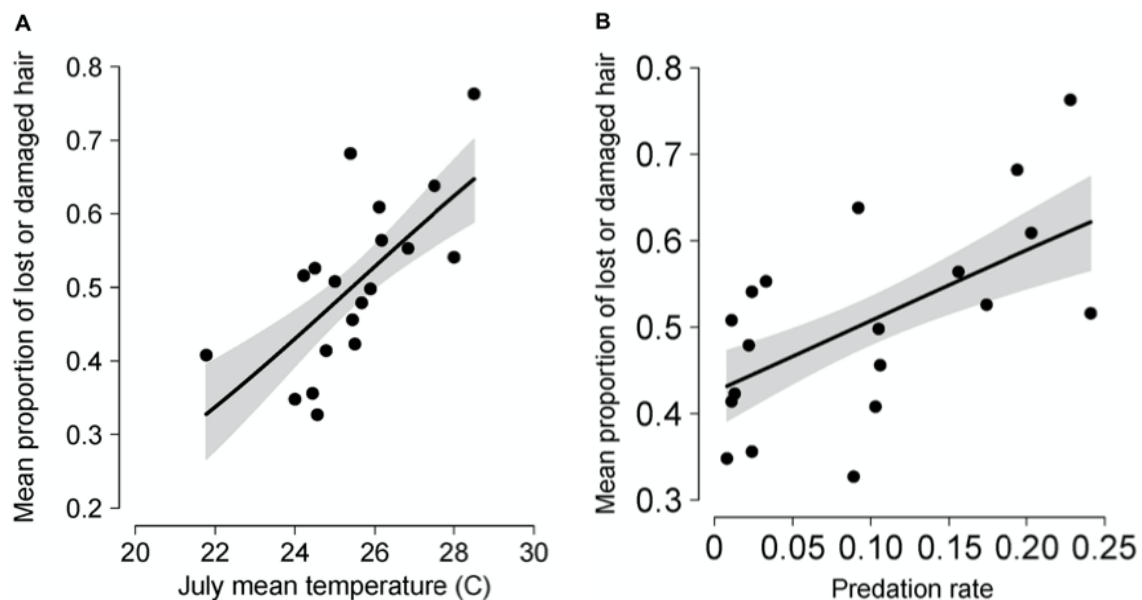


FIGURE 2. Valeurs annuelles moyennes de la proportion du cou et du torse d'un orignal qui avait perdu ou endommagé ses poils à cause des tiques hivernales pour les orignaux du parc national Isle Royale sur une période de 19 ans (2001-2019). La perte de poils annuelle moyenne est indiquée par rapport à la température maximale quotidienne moyenne au cours du mois de juillet de l'année précédente (A) et au taux de prédation annuel (proportion de la population d'orignaux tués par des loups) au cours de la même année civile (B). Les lignes représentent les prédictions du modèle le plus parcimonieux présenté dans le Tableau 4. Plus précisément, les lignes en (A) représentent les prédictions lorsque le taux de prédation est fixé à la valeur médiane (0,09) et en (B) lorsque les températures maximales moyennes sont fixées à la valeur médiane (25,44°C). La zone grise ombragée indique les intervalles de confiance supérieur et inférieur de 95 % autour des prédictions

Cependant, ce modèle a donné des résultats équivalents à un modèle plus simple qui ne comprenait que $temp_{JUL}$ et $prédation$ ($\Delta AICc = 1,38$) et qui expliquait 75% de la variance de la perte de poils (Tableau 4). De plus, bien que la multicollinéarité ne soit pas un problème pour le modèle bivarié parce que $temp_{JUL}$ et $prédation$ n'étaient pas corrélés, elle l'est pour le modèle tri-varié étant donné que la $prédation$ et $wolf_{lag}$ sont fortement corrélés (voir Tableau supplémentaire 1). De plus, l'examen des modèles univariés suggère que, bien que $temp_{JUL}$ et $prédation$ soient des prédicteurs utiles de la perte de poils, $wolf_{lag}$ explique peu la variation de la perte de poils. Pour ces raisons, nous avons considéré le modèle bivarié incluant seulement $temp_{JUL}$ et $prédation$ comme le modèle le plus parcimonieux pour prédire la variation temporelle de la perte de poils. Les graphiques des résidus du modèle et les tests formels indiquent que les hypothèses sur l'homoscédasticité et les erreurs normalement distribuées n'ont pas été violées (test de Breusch-Pagan : 0,65, $p = 0,42$; Shapiro-Wilk : 0,96, $p = 0,64$; Kolmogorov-Smirnov : 0,13, $p = 0,88$), et aucune observation ne présentait un effet de levier indûment élevé.

Parce qu'il a été observé que l'abondance des tiques était positivement associée à l'abondance des orignaux dans d'autres systèmes d'étude (Samuel, 2007 ; Bergeron et Pekins, 2014 ; Ball, 2017), mais que les variables de la densité des orignaux n'étaient pas incluses dans le modèle le plus parcimonieux, nous avons construit deux modèles *ad hoc*, l'un incluant les orignaux et l'autre les $élans_{lag}$. Le meilleur des deux modèles incluait la densité d'orignaux sans décalage temporel expliquait 28% de la variance de la *perte de poils*, la *perte de poils* ayant tendance à diminuer à mesure que la densité d'orignaux augmente (Tableau 4 et Figure supplémentaire 7).

Les résultats de l'analyse au niveau individuel (utilisant des modèles à effets mixtes) étaient très similaires à ceux de l'analyse au niveau de la population. Plus précisément, le modèle le plus

parcimonieux incluait $temp_{JUL}$ et $prédation$ (voir Tableau supplémentaire 2). De plus, les coefficients du modèle suggèrent que la perte de poils était plus importante après des étés plus chauds et pendant les hivers avec un taux de prédation élevé ($temp_{JUL}$: $0,24 \pm SE 0,04$; prédation : $3,98 \pm SE 0,71$).

Enfin, la perte moyenne de poils a dépassé 55% dans six des 19 années, ce qui peut représenter des événements épizootiques. Cinq de ces six événements épizootiques putatifs se sont produits après des étés où les températures de juillet se situaient dans le percentile supérieur de 75% des observations. De plus, cinq de ces six événements épizootiques putatifs se sont produits au cours d'années où le taux de prédation se situait dans le 75e percentile supérieur.

TABLEAU 4. Modèles prédisant la perte annuelle moyenne de poils (un indicateur de la charge hivernale en tiques, voir la Figure 1 et la Figure supplémentaire 1) pour une population d'orignaux du parc national de l'Isle Royale sur une période de 19 ans (2001-2019)

Predictor	Estimate	SE	R ²	R ² -adj	ΔAIC
Null	–	–	–	–	23.51
Temp _{JUL}	0.22	0.06	0.47	0.44	14.19
Predation	3.71	1.15	0.38	0.34	17.24
Wolf _{lag}	0.02	0.01	0.14	0.09	23.54
Log(moose)	–0.54	0.21	0.28	0.24	22.07
Log(moose) _{lag}	–0.51	0.24	0.20	0.16	22.53
Temp_{JUL} and predation	0.19, 3.31	0.04, 0.72	0.77	0.75	1.38
Temp _{JUL} and predation and wolf _{lag}	0.19, 5.67, –0.02	0.03, 1.27, 0.01	0.83	0.79	0
Temp _{JUL} and predation and interaction	0.17, –2.64, 0.23	0.07, 12.82, 0.50	0.78	0.73	4.87

The most parsimonious model is indicated bold font.

DISCUSSION

Les températures estivales étaient associées à des charges de tiques plus élevées au printemps suivant, comme l'indique la perte de poils, les températures de juillet expliquant près de la moitié de la variation interannuelle de la perte de poils (Figure 2A et Tableau 4). Le mécanisme sous-jacent est probablement que les températures plus chaudes favorisent un développement plus rapide des œufs et une survie accrue des œufs (Drew et Samuel, 1987 ; Ogden et al., 2004 ; Lysyk, 2014). **Ce résultat (Figure 2A) est conforme aux attentes générales selon lesquelles des températures plus chaudes sont susceptibles de favoriser des charges parasitaires plus élevées** (Patz et al., 2003 ; Pounds et al., 2006 ; Barber et al., 2016).

Avant de réaliser cette analyse, nous avons supposé que d'autres hypothèses liées à la météo (Tableau 1) étaient également plausibles. Par exemple, des études antérieures ont émis l'hypothèse que des hivers plus courts pourraient permettre une période de quête automnale plus longue et ainsi entraîner des charges de tiques plus élevées pour les orignaux (Jones et al., 2019 ; Ellingwood et al., 2020). **Cependant, nous n'avons trouvé aucune preuve suggérant que la perte de poils était corrélée à la durée de l'hiver précédent (hiver), à l'épaisseur annuelle moyenne de la neige pendant l'hiver précédent (neige) ou à la date à laquelle les températures descendent pour la première fois en dessous du point de congélation pendant une période prolongée (automne, voir le Tableau supplémentaire 1).**

Comme nous avons observé une variation interannuelle de la perte de poils sur deux décennies, ces résultats (Tableau 4 et Figure 2) représentent des indices pertinents pour anticiper l'influence du changement climatique sur les interactions orignal-tiques. En particulier, dans la plupart des régions d'Amérique du Nord, le réchauffement climatique a été moins prononcé pendant l'été et plus prononcé pendant les hivers (Vincent et al., 2015 ; Vose et al., 2017). En effet, les températures moyennes en juillet n'ont pas augmenté de manière significative au cours de la période d'étude ou

depuis le milieu du 20^{ème} siècle (Figure supplémentaire 8). Par conséquent, nos résultats suggèrent que les charges de tiques sont plus étroitement associées à des aspects du climat qui changent moins rapidement dans la plupart des régions d'Amérique du Nord. Une exception notable est que les températures estivales ont augmenté dans le Maine et le New Hampshire et que des événements épizootiques hivernaux à tiques sont observés plus fréquemment pour les populations d'orignaux dans cette région (Jones et al., 2019). Bien que certaines populations d'orignaux à la limite sud de l'aire géographique de l'espèce aient présenté des déclinés à long terme [par exemple, dans le nord du Minnesota, le New Hampshire et le nord-ouest de l'Ontario (Lankester, 2010 ; Lenarz et al., 2010 ; Jones et al., 2019)], d'autres populations ont augmenté ou sont restées stables [par exemple, dans le PNRI, le sud de l'Ontario et l'Utah (Murray et al., 2012 ; Ruprecht, 2016)]. Ces observations suggèrent que l'influence du changement climatique sur les populations d'orignaux est largement médiée par un ou plusieurs facteurs spécifiques à la région.

On a également observé que la charge en tiques était positivement associée au taux de prédation (Tableau 4, Tableau supplémentaire 1 et Figure 2B). Cette relation positive pourrait être due à un certain nombre de mécanismes différents. **Tout d'abord**, il est plausible qu'une relation positive entre le taux de prédation et la charge en tiques puisse être causée par le fait que l'orignal montre une sélection d'habitat sensible au risque pendant les années où le risque de prédation est élevé s'il augmente l'utilisation des habitats (pendant l'automne) où les tiques en quête sont plus fréquentes. Plus précisément, les années où le risque de prédation est élevé, il peut être préférable pour les orignaux d'utiliser des habitats où le risque d'être tué par les loups est faible, même si le risque d'être parasité par les tiques est élevé - étant donné que les tiques hivernales ne tuent généralement pas leurs hôtes. Bien que la sélection de l'habitat en fonction du risque ait été observée chez les orignaux de l'Isle Royale (Montgomery et al., 2013, 2014), il n'est pas clair si cela se produit d'une manière qui entraîne une plus grande exposition aux larves de tiques. Ce mécanisme représenterait un cas où la prédation exacerbe les impacts du parasitisme. De telles influences exacerbantes sont susceptibles d'avoir des conséquences importantes en raison du rôle que jouent les parasites dans la détermination de la composition, de la structure et de la stabilité des écosystèmes (Minchella et Scott, 1991 ; Mouritsen et Poulin, 2002a, b, 2005 ; Wood et Johnson, 2015). Par conséquent, on pourrait s'attendre à ce que la stabilité des systèmes hôte-parasite soit différente lorsque des prédateurs sont également présents.

Deuxièmement, une association positive entre la charge en tiques et le taux de prédation pourrait également indiquer un processus sous-jacent dépendant de la densité. La raison de penser cela est que le taux de prédation a une forte tendance à être inversement lié à la densité des orignaux (voir le Tableau supplémentaire 1 ; Vucetich et al., 2011) et la perte de poils est négativement corrélée à la densité des orignaux (Tableau 3 et Figure supplémentaire 9). De plus, l'inspection des tendances temporelles de la perte de poils, du taux de prédation et de la densité d'orignaux suggère qu'à l'exception des premières années de la période d'étude, la perte de poils et le taux de prédation (et l'abondance des loups) diminuent régulièrement au cours de la période d'étude, tandis que l'abondance des orignaux augmente régulièrement (Figures supplémentaires 4, 9). Cependant, si les changements dans la densité des orignaux (par opposition au taux de prédation) étaient le facteur principal influençant les charges de tiques, alors on pourrait s'attendre à ce que les **prédicteurs** *moose* et *moose_{lag}* soient de bien meilleurs **prédicteurs** de la perte de poils que la prédation, mais ce n'était pas le cas (Tableau 3 et Matériel supplémentaire 2).

Troisièmement, il est plausible que la direction de la relation causale soit inversée et que des charges de tiques plus élevées puissent entraîner des taux de prédation plus élevés en augmentant la vulnérabilité des orignaux. Les preuves de ce mécanisme comprennent des charges élevées de tiques connues pour réduire de manière significative la condition physique des orignaux (Pekins,

2020). De plus, les prédateurs sont connus pour tuer de façon disproportionnée les proies dont la condition est inférieure aux normes (Mech et Boitani, 2003 ; Wright et al., 2006 ; Wilmers et al., 2020 ; Hoy et al., 2021) et les taux de prédation par loup ont également tendance à être plus élevés lorsque les proies vulnérables sont plus communes (Sand et al., 2008, 2012). Plus généralement, on a observé que les parasites rendent les hôtes plus vulnérables aux prédateurs dans d'autres systèmes parasite-hôte/prédateur-proie (Hudson et al., 1992 ; Møller et Nielsen, 2007). La mesure dans laquelle ce mécanisme fonctionne est la mesure dans laquelle le parasitisme exacerbe l'impact de la prédation (en prédisposant à la prédation des orignaux qui auraient autrement pu survivre sans une charge élevée de tiques). Si c'est le cas, l'influence du parasitisme sur la dynamique des hôtes peut être partiellement masquée par l'influence apparente de la prédation dans les endroits où la prédation a une influence importante.

L'observation d'une **corrélation négative** entre la charge en tiques et la densité d'hôtes (voir le Tableau 4 et la Figure supplémentaire 9) est conforme aux attentes générales d'un « **effet de dilution de la rencontre** » qui se produit lorsque les parasites attendent des hôtes dans l'environnement (Mooring et Hart, 1992 ; Mugabo et al., 2015). Aussi plausible que ce mécanisme puisse paraître, la charge en tiques était positivement associée à l'abondance des orignaux dans d'autres systèmes d'étude (Samuel, 2007 ; Bergeron et Pekins, 2014 ; Ball, 2017). Cette divergence entre notre résultat et les évaluations précédentes peut être due au fait que ces autres études se sont déroulées dans des systèmes où les orignaux sont soumis à une mortalité d'origine humaine (c'est-à-dire la chasse et l'abattage), mais ne sont pas exposés à la prédation des loups. Les chasseurs ont tendance à être moins sélectifs pour les proies vulnérables que les loups (Wright et al., 2006) et la mortalité causée par les chasseurs a tendance à être positivement dépendante de la densité (alors que la prédation par les loups est inversement dépendante de la densité). Ces différences dans la mortalité spécifique selon la cause pour l'orignal - et tout effet concomitant sur l'utilisation de l'habitat de l'orignal - peuvent expliquer l'écart entre nos résultats et les évaluations précédentes.

Dans l'ensemble, nos résultats (Tableau 4 et Figure 2) fournissent un aperçu unique des interrelations entre le changement climatique, la dynamique parasite-hôte et la dynamique prédateur-proie. Bien que les températures estivales n'aient pas augmenté de façon spectaculaire au cours du dernier demi-siècle, elles devraient augmenter de façon significative à l'avenir. Par exemple, selon un scénario d'émissions élevées, les températures estivales moyennes devraient augmenter de 4 à 8°C d'ici la fin du siècle dans la région des Grands Lacs (Hayhoe et al., 2010). Même dans un scénario de faibles émissions, les températures estivales devraient augmenter de 2 à 4°C d'ici la fin du siècle dans cette région (Hayhoe et al., 2010). Si de telles augmentations de température se produisent, alors nos résultats (Figure 2A) suggèrent que la perte moyenne de poils peut régulièrement dépasser 50-60%, ce qui est indicatif de graves charges de tiques pour les orignaux (Samuel, 2004). Les ramifications de ces changements climatiques dans la dynamique des parasites sont susceptibles d'être substantielles et étendues, étant donné que les parasites jouent un rôle important dans la composition, la structure, la productivité et la stabilité des communautés et des écosystèmes (Minchella et Scott, 1991 ; Mouritsen et Poulin, 2002*a, b*, 2005 ; Wood et Johnson, 2015). Enfin, nous suggérons que les recherches futures pourraient se concentrer avec profit sur une meilleure compréhension des mécanismes qui sous-tendent la relation entre le parasitisme et la prédation. De telles recherches deviendront probablement particulièrement précieuses si les grands prédateurs, tels que les loups, continuent à augmenter en abondance et à recoloniser leurs anciennes aires de répartition.